

УДК 576.895.122.1:591.48

© 1995

ОСОБЕННОСТИ ТОПОГРАФИИ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ МОНОГЕНЕЙ

Т. А. Тимофеева, Е. А. Котикова

Сделан обзор имеющихся сведений о топографии нервной системы моногеней, полученных при использовании разных методов исследования. Для моногеней характерна ортогональная нервная система с 3 парами продольных стволов. В пределах класса встречаются 3 типа ортогона, но исходным является ортогон с относительно небольшим числом комиссуральных связей, вероятно, имевшийся у мелких неспециализированных промоногеней. Основными чертами нервной системы моногеней является наличие «заднего мозга», ведающего иннервацией прикрепительного диска, и фронтального полукольца, образованного передними ветвями латеральных стволов и иннервирующего передние прикрепительные органы моногеней. У *Monogenea* в отличие от цестод и трематод обнаружено значительное число нервных клеток, что сближает их со свободноживущими турбелляриями. Сравнивается нервная система моногеней и *Udonellida*.

Задачей данного обзора является обобщение всех имеющихся к настоящему времени сведений о топографии нервной системы паразитических плоских червей класса *Monogenea*. Речь прежде всего будет идти о расположении мозга и основных проводящих путей в теле этих паразитов; вопроса о числе и локализации самих нервных клеток мы касаться не будем, поскольку такие данные для моногеней пока крайне малочисленны. Выявление холин-, амин- и пептидэргических нейронов, их точная локализация и гомологизация у разных представителей как моногеней, так и других групп плоских червей, несомненно, станут предметом будущих исследований по нервной системе и внесут свой вклад в понимание эволюции этой системы.

Первые данные о нервной системе моногеней появились еще в конце прошлого века и были получены на основании изучения гистологических срезов некоторых достаточно крупных видов моногеней (Lang, 1880; Wright, Mac Callum, 1887; Goto, 1894; Cerfontaine, 1898; Andre, 1910). Они давали представление о положении мозга и отходящих от него наиболее крупных передних и задних нервах. Значительно увеличилось число исследованных видов с применением гистохимической методики выявления холинэстераз, топографически связанных с нервными структурами (Halton, Jennings, 1964; Halton, Morris, 1969; Venkatanarasaiah, Kulkarni, 1980; Venkatanarasaiah, 1981; Котикова, 1983; Слюсарев, 1983; Тимофеева, 1983, 1986; Rahemo, Gorgees, 1987; Иоффе, Котикова, 1988; Тимофеева, Котикова, 1993). Эта сравнительно простая и доступная методика дает наиболее полную картину расположения нервных структур. Также надо особо отметить серию работ Роде с детальным описанием нервной системы *Polystomoides malayi*, полученным на основе реконструкции по срезам, обработанным азотнокислым серебром с мочевиной (Rohde, 1975, и др.). В последние годы стали применяться гистохимические и иммуноцитохимические методы выявления других биологически активных веществ, связанных с нервной системой таких, как биогенные амины и нейропептиды. Ряд таких исследований был проведен и на моногенеях (Reuter, 1987; Halton e. a., 1987; Trickotter, 1988; Buchmann, Prento, 1989; Maule e. a., 1990a; McKay e. a., 1991; Schishov, 1991). У трех видов *Diclidophora merlangi*, *Polystoma*

Список исследованных видов моногеней

List of investigated monogeneans

Семейство, отряд	Вид	Методы исследования				Источник
		Гист.	ХЭ	АЭ	ПЭ	
Caps.	<i>Capsala molaе</i>	+				Lang, 1880
Caps.	<i>Nitzschia sturionis</i>		+			Тимофеева, 1983
Mon.	<i>Merizocotyle diaphana</i>	+				Cerfontaine, 1898
Mon.	<i>Dictiocotyle coreliaca</i>	+				Williams, 1958
Tetr.	<i>Tetraonchus monenteron</i>		+			Тимофеева, Котикова, 1993
Protyogr.	<i>Protyogrodactylus bini</i>		+	+		Buchmann, Prento, 1989
Ancyр.	<i>Ancyrocephalus paradoxus</i>			+		Schishov, 1991
Ancyр.	<i>Ancyrocephalus cruciatus</i>		+			Иоффе, Котикова, 1988, 1993
Ancyр.	<i>Lygophorus</i> sp.		+			Тимофеева, Котикова, 1993
Dact.	<i>Dactylogyrus extensus</i>			+		Shishov, 1991
Dact.	<i>Dactylogyrus</i> sp.		+			Тимофеева, Котикова, 1993
Gyr.	<i>Gyrodactylus salaris</i>			+	+	Reuter, 1987
Acanth.	<i>Acanthocotyle verrilli</i>		+			Иоффе, Котикова, 1988
Polyst.	<i>Polystoma integerrimum</i>	+				Andre, 1910
	Тот же		+	+	+	McKay e. a., 1991
	»		+			Rahemo, Gorgees, 1987
Polyst.	<i>Protopolystoma xenopi</i>		+	+	+	McKay e. a., 1991
	Тот же (личинка)		+			Tinsley, Owen, 1957
Shyr.	<i>Shyranura olsteri</i>	+				Wright, Mac Callum, 1987
Diclyb.	<i>Diclybothrium armatum</i>		+			Слюсарев, 1983
Mazocr.	<i>Discocotyle sagittata</i>		+			Тимофеева, 1986
	<i>Paradiplozoon rutili</i>		+			Котикова, 1983
	<i>Eudiplozoon nipponicum</i>			+		Shishov, 1991
	<i>Declidophora merlangi</i>		+			Halton, Morris, 1969
	Тот же		+	+	+	Maule e. a., 1990
	<i>Axine belones</i>		+			Тимофеева, 1986
	<i>Pricea multae</i> (личинка)		+			Venkatanarasaiah, 1981
	<i>Vallisiopsis contora</i>		+			Venkatanarasaiah, Kulkarni, 1980
	<i>Allodiscocotyle chorinemi</i>		+			Тот же
	<i>Vallisia chorinemi</i>		+			»
	<i>Cyclobothrium inistii</i>		+			»
	<i>Protomicrocotyle madrasensis</i>		+			»
	<i>Bilaterocotylodes carangis</i>		+			»
	<i>Bicotyle reticulata</i>		+			»
	<i>Heteromicrocotyla carangis</i>		+			»
	<i>Microcotyle sebastes</i>			+		Trickotter, 1988
	<i>Gastrocotyle trachuri</i>	+				Shaw, 1979

Примечание. Caps. — Capsalidae, Mon. — Monocotylidae, Tetr. — Tetraonchidae, Protyogr. — Protyogrodactylidae, Ancyр. — Ancyrocephalidae, Dact. — Dactylogyridae, Gyr. — Gyrodactylidae, Acanth. — Acanthocotylidae, Polyst. — Polystomatidae, Shyr. — Shyranuridae, Diclyb. — Diclybothriidae, Mazocr. — Mazocraeidea.

integerrimum, *Protopolystoma xenopi* выявлялись все три компонента нервной системы: холинэргический, аминэргический и пептидэргический (Maule e. a., 1990a; McKay e. a., 1991). Картины расположения этих нейрональных систем в общих чертах совпадают, однако имеются и некоторые отличия, связанные прежде всего с локализацией самих нервных клеток и отдельных волокон как центральной, так и периферической нервной систем, при этом отмечается разная степень совпадения в расположении элементов различной эргичности. Так, в нервной системе *D. merlangi* продемонстрировано большее совпадение в прохождении холинэргических и пептидэргических элементов по сравнению с серотонинэргическими (Maule e. a., 1990a). Хотя все эти три типа биологически активных веществ располагаются в разных нейронах, их отростки могут проходить параллельно друг другу, тем самым образуя основные проводящие пути.

К настоящему времени имеются сведения о нервной системе более 30 видов из 18 семейств, относящихся к обоим подклассам моногеней (см. таблицу).

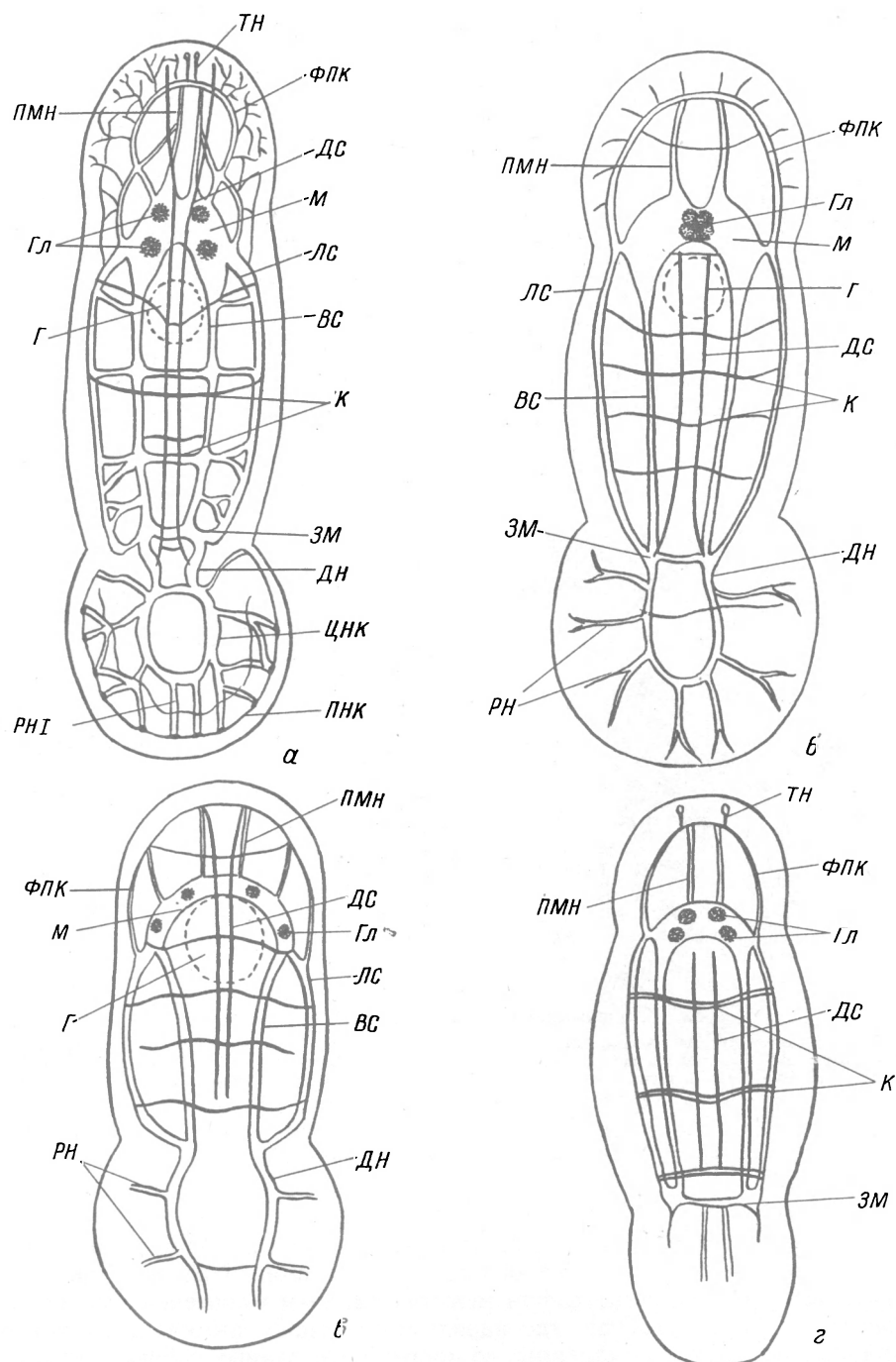


Рис. 1. Нервная система личинок и ювенильных моногеней.

а — личинка *Nitzschia sturionis* (по: Тимофеева, 1983).
 б — личинка *Pricea multae* (по Venkatanarasiah, 1981); в — гироактилоидная личинка *Polystoma integerrimum* с жабр головоастика (собственные данные); г — личинка *Diclybothrium armatum* (по: Слюсарев, 1983). ВС — вентральные стволы; Г — глотка; Гл — глаза; ДС — дорсальные стволы; ДН — дисковые нервы; ЗМ — «задний мозг»; К — комиссуры; ЛС — латеральные стволы; М — мозг; ПМН — передние медиальные нервы; ПНК — периферическое нервное кольцо; РН — радиальные нервы; ЦНК — центральное нервное кольцо; ТН — терминальные нервы; ФПК — фронтальное полукольцо.

Fig. 1. Nervous system larvae and young monogeneans.

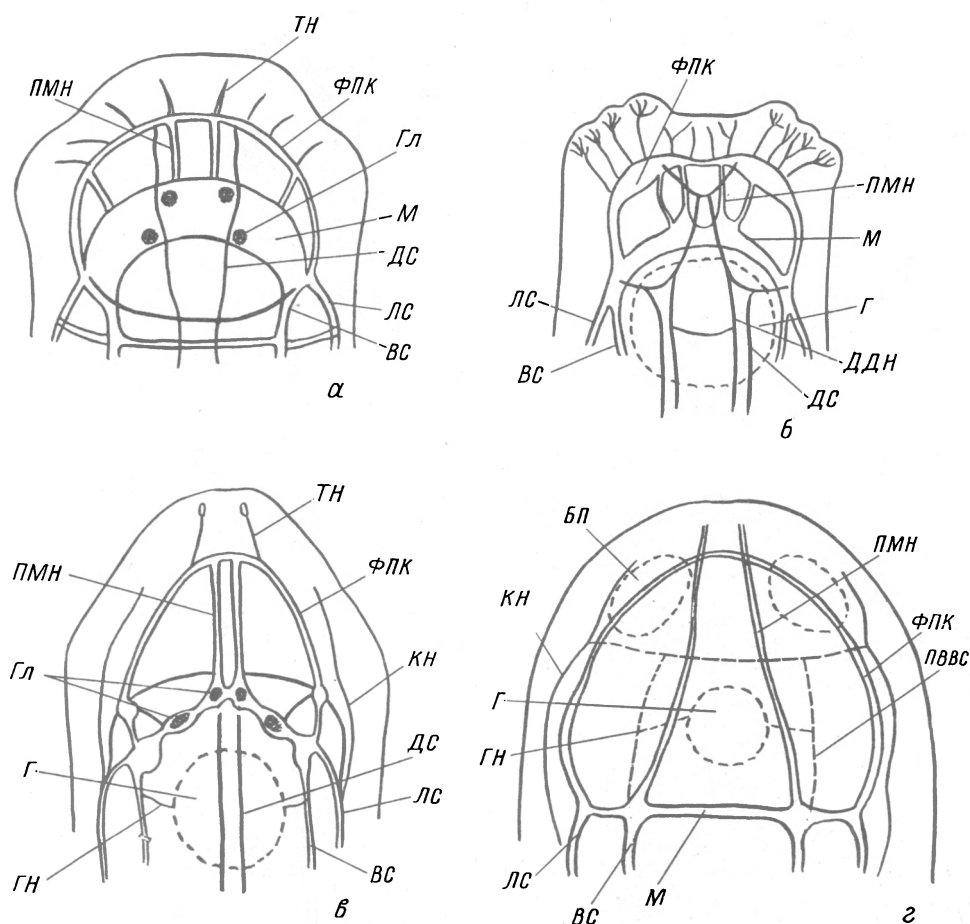


Рис. 2. Иннервация переднего конца тела моногеней.

a — *Tetraonchus monenteron* (по: Тимофеева, Котикова, 1993); *б* — *Acanthocotyle verrilli* (по: Иоффе, Котикова, 1988); *в* — *Diclybothrium armatum* (по: Слюсарев, 1983); *г* — *Discocotyle sagittata* (по: Тимофеева, 1986). ВП — буккальные присоски; ГН — глоточные нервы; ДДН — дополнительные дорсальные нервы; КН — краевые нервы; ЛВВС — передние ветви вентральных стволов.

Остальные обозначения такие же, как на рис. 1.

Fig. 2. Innervation of the anterior end of monogeneans.

Данные по нервной системе широкого круга моногеней, приведенные в монографии Гото, не включены из-за их малой информативности (Goto, 1894). Общая характеристика топографии нервной системы моногеней основывается прежде всего на тех работах, где наряду с описанием авторы дают хорошие и детальные рисунки. К сожалению, во многих иностранных работах приводятся только фотографии, а обобщающие рисунки или схемы отсутствуют, что очень затрудняет детальное сравнение описаний нервной системы разных видов.

Поскольку цель работы — дать читателю обобщенное представление о нервной системе всего класса Monogenea, то описание отдельных ее участков приводится вместе с обсуждением наблюдаемых различий у отдельных групп моногеней. Мы пытаемся также увязать топографические различия в расположении нервных структур определенных участков тела червей с характером их функционирования.

Нервная система моногеней ортогонального типа. Центральная нервная система состоит из головного мозга и отходящих от него передних нервов и трех пар задних стволов, связанных между собой комиссурами. Периферическая нервная система представлена поверхностным и внутренними нервными плексусами и разнообразными нервными окончаниями.

Парные мозговые ганглии всегда располагаются в переднем отделе тела червей. Они связаны между собой широкой дорсальной комиссурой и тонкой вентральной, выявляемой далеко не у всех видов. У личинок и некоторых мелких форм мозг имеет гантелевидную форму (рис. 1, а, б). У взрослых моногеней мозг, как правило, имеет вид дуги равномерной толщины (рис. 2). Число нервных клеток, связанных с мозговыми ганглиями, достаточно велико (по несколько десятков с каждой стороны), большая часть из них является холинэргическими и пептидэргическими; аминэргических нейронов заметно меньше (Reuter, 1987; Maule e. a., 1990a).

Вперед от мозга отходит несколько пар нервов (рис. 1, 2). Прежде всего надо отметить фронтальное полукольцо, образованное соединяющимися передними ветвями латеральных стволов и расположенное вблизи переднего конца тела параллельно дуге мозга. С фронтальным полукольцом соединены почти все передние нервы, отходящие от мозга. Среди них наиболее выражены передние медиальные нервы, начинающиеся от медиальных участков головных ганглиев. У некоторых видов заметны еще 1—3 пары нервов, отходящих от боковых участков головного мозга и связанных латерально с фронтальным полукольцом. Передние ветви дорсальных стволов, проходящие значительно ближе к поверхности тела по сравнению с остальными передними нервами, также дают волокна, входящие в состав фронтального полукольца. Гораздо сложнее обстоит дело с передними ветвями вентральных стволов, которые имеются далеко не у всех моногеней. Их развитие напрямую связано с положением глотки и ротового отверстия моногеней по отношению к головному мозгу.

У личинок и всех низших моногеней глотка всегда располагается непосредственно за мозгом. При этом она обычно ориентирована перпендикулярно к продольной оси тела и открывается вентрально. Иннервация глотки осуществляется за счет глоточных нервов, отходящих от начала вентральных стволов или непосредственно от самих мозговых ганглиев (Тимофеева, 1983). У представителей отряда *Mazocraeidea* ротовое отверстие располагается субтерминально на переднем конце тела. На стенках ротовой полости имеется пара буккальных присосок, обеспечивающих фиксацию рта при питании этих кровососущих форм, затем следует глотка, а мозговые ганглии находятся на значительном удалении от последней (рис. 2, з). Смещение глотки и ротового отверстия на передний конец тела происходит во время постличиночного развития, поскольку глотка личинки *Pricea multae* занимает типичное для низших моногеней положение за мозгом (рис. 1, б) (Venkatanarasaiah, 1981). В связи с тем что глотка значительно удалена от мозга у *Mazocraeidea* развиваются передние ветви вентральных стволов, начинающихся от проксимальных участков вентральных стволов или непосредственно от мозга (сравнить с отхождением глоточных нервов у низших моногеней), и уже от них осуществляется иннервация собственно глотки (рис. 2, з). Передние ветви вентральных стволов соединены между собой и с передними ветвями латеральных стволов передней вентральной комиссурой, которая вместе с передней частью фронтального полукольца образует буккальное нервное кольцо, окружающее область расположения буккальных присосок и ротового отверстия у *Mazocraeidea* (Venkatanarasaiah, Kulkarni, 1980; Котикова, 1983; Тимофеева, 1986).

Сходная иннервация переднего конца тела наблюдается и у *Polystomatidae*, у которых также хорошо развиты передние ветви вентральных стволов, вступаю-

щие вместе с другими передними нервами в терминальную комиссуру (циркуморальное кольцо у Rahemo et Gorgees), проходящую по краю ротовой присоски, располагающейся у полистоматид терминально (Rohde, 1975; Rahemo, Gorgees, 1987). Мозг у полистоматид лежит над передней частью глотки, которая иннервируется глоточными нервами, отходящими от вентральной части мозга. Интересно отметить, что у *Diclybothrium armatum*, представителя другого отряда Polyopisthocotylea, иннервация переднего конца тела тем не менее такая же, как и у низших моногеней (рис. 2, в) (Слюсарев, 1983). Прикрепление этого вида осуществляется передними железистыми ботриями, ротовое отверстие вентральное, и глотка сохраняет свое типичное положение за мозгом.

Вперед от фронтального полукольца отходят тонкие нервы, вместе с волокнами поверхностного плексуса участвующие в иннервации передних прикрепительных органов моногеней и сенсорных образований, богато представленных в этой области. У многих видов можно выделить пару терминальных нервов, занимающих медиальное положение. У высших моногеней густая сеть волокон оплетает стенки ротовой полости и область ротового отверстия. Они отходят от передних нервов, фронтального полукольца и передней вентральной комиссуры, соединяющей передние ветви вентральных стволов. При этом большая часть волокон направляется не к поверхности тела, а внутрь тела к стенкам ротовой полости. У *Mazocraeidea* также часто имеются хорошо выраженные краевые нервы, идущие непосредственно от задних латеральных стволов вперед параллельно передним ветвям латеральных стволов. Они тоньше последних и вскоре с ними соединяются.

Назад от мозга отходят три пары продольных стволов. Самые тонкие и поверхностные, дорсальные стволы, связаны с мозговыми ганглиями небольшими вертикальными корешками, у мелких форм обычно незаметными. Вентральные и латеральные стволы занимают более глубокое положение и лежат вентрально. Они значительно толще дорсальных стволов и являются непосредственным продолжением боковых участков мозговых ганглиев. Расхождение вентральных и латеральных стволов может происходить по-разному. Бывает, что разделение стволов происходит после отхождения передних ветвей латеральных стволов, в других случаях вначале имеет место разделение на вентральные и латеральные стволы и лишь после этого подразделение латеральных стволов на переднюю и заднюю ветви. Иногда складывается впечатление, что вентральные и латеральные стволы и передние ветви последних отходят почти в одной точке от латеральных участков мозга.

Кроме этих трех пар стволов у моногеней иногда встречаются и дополнительные задние нервы, идущие параллельно основным стволам. Так, дополнительные дорсальные нервы, тянущиеся до уровня полового атриума, были выявлены у полистоматид, а также у *Vallisiopsis contorta* и *Heteromicrocotyla carangis* из отряда Mazocraeidea (Rohde, 1975; Venkatanarasiah, Kulkarni, 1980; Rahemo, Gorgees, 1987). У *Acanthocotyle verrilli* имеются дополнительные дорсальные нервы и 2 пары дополнительных вентральных нервов (рис. 2, б) (Иоффе, Котикова, 1988). При этом дополнительные дорсальные нервы у Polyopisthocotylea начинаются непосредственно от мозговых ганглиев, тогда как у *A. verrilli* от дорсальных стволов и с ними же соединяются на заднем конце тела. Две пары дополнительных вентральных нервов начинаются и оканчиваются на вентральных комиссурах, соединяющих вентральные стволы. Надо отметить, что дополнительные нервы всегда выражены гораздо слабее основных стволов и скорее всего дополнительные дорсальные нервы некоторых Polyopisthocotylea не гомологичны дополнительным дорсальным нервам *A. verrilli*. По мнению Иоффе и Котиковой (1988), дополнительные продольные нервы *Acanthocotyle*, по всей вероятности, представляют собой результат концентрации поверхностного плексуса, о чем говорит их более поверхностное по сравнению со стволами положение.

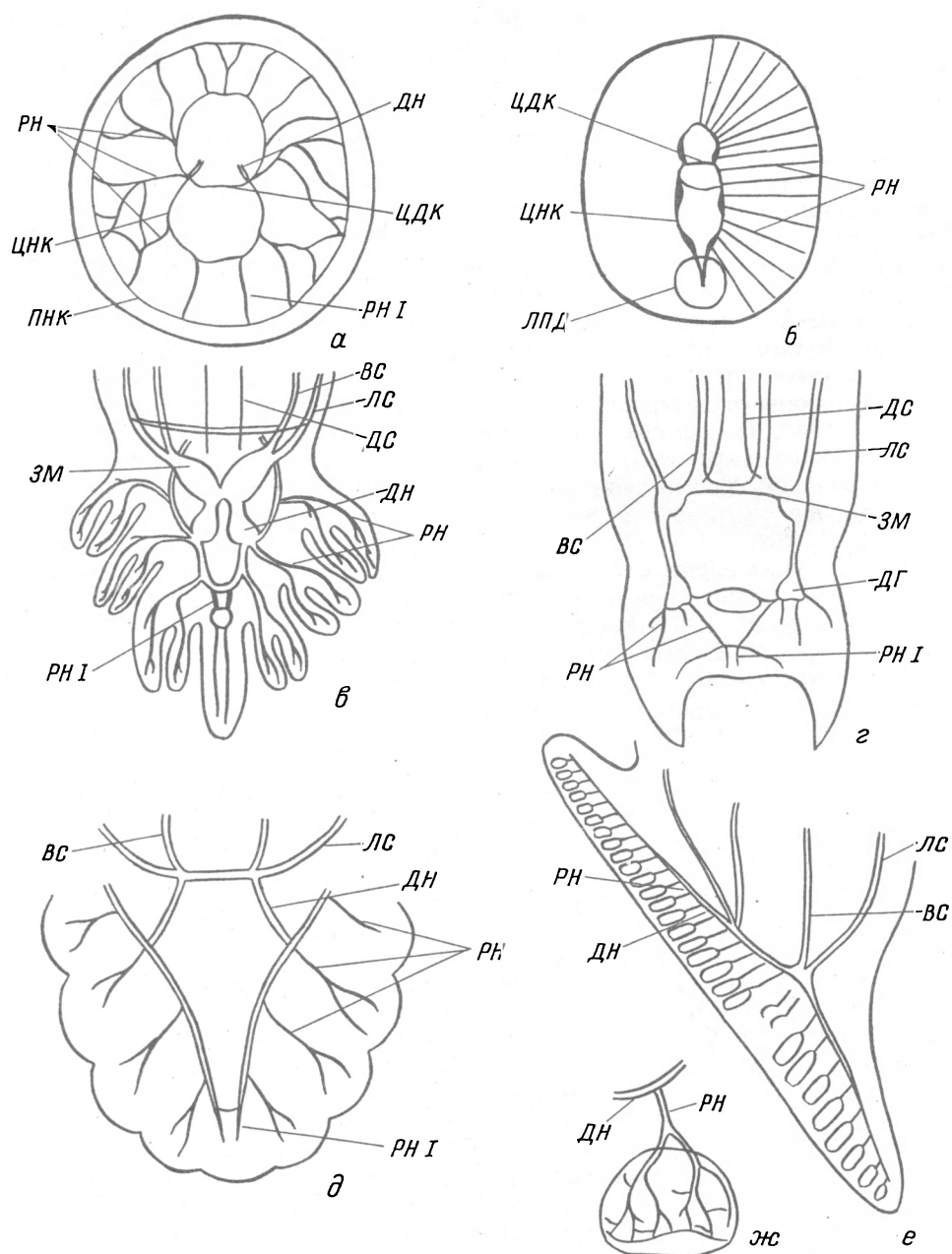


Рис. 3. Иннервация заднего конца тела моногеней.

а — *Nitzschia sturionis* (по: Тимофеева, 1983); б — *Acanthocotyle verrilli* (по: Иоффе, Котикова, 1988); в — *Dichybothrium armatum* (по: Слюсарев, 1983); г — *Tetraonchus monenteron* (по: Тимофеева, Котикова, 1993); д — *Discocotyle sagittata* (по: Тимофеева, 1986); е-ж — *Axine belones* (по: Тимофеева, 1986): е — задний конец, ж — иннервация класана. ЛПД — личиночный прикрепительный диск; ЦДК — центральная дисковая комиссура.

Остальные обозначения такие же, как на рис. 1—2.
Fig. 3. Innervation of the posterior end of monogeneans.

У личинок и мелких форм продольные стволы связаны несколькими правильными кольцевыми комиссурами. Среди них особо надо отметить комиссуры в области полового отверстия и в задней части тела (Tinsley, Owen, 1975; Venkatanarasaiah, 1981; Слюсарев, 1983; Тимофеева, 1983). У *Gyrodactylus salaris* именно в этих областях выявились серотонинэргические комиссуральные связи (Reuter, 1987). С ростом червей происходит увеличение числа комиссур, что хорошо видно на примере *Nitzschia sturionis* и *Paradiplozoon rutili*, где имеются данные по ювенильным и взрослым формам (Котикова, 1983; Тимофеева, 1983). Большое число (несколько десятков) правильных кольцевых комиссур имеют все исследованные представители *Mazocraeidea* и *Diclybothriidae*. У крупных полистоматид и капсалид имеется также большое число поперечных комиссур, но они не столь правильно расположены, как в вышеупомянутых группах (Rohde, 1975; Тимофеева, 1983). У крупных капсалид со сплюснутым листовидным телом комиссуры в боковых участках тела с внешней стороны от латеральных стволов приобретают характерный ячеистый вид (Lang, 1880; Тимофеева, 1983). Однако при этом все три пары продольных стволов хорошо выражены. У некоторых *Mazocraeidea* кроме туловищного отдела поперечные комиссуры имеются и в предмозговой области, особенно в латеральных участках головного конца (Venkatanarasaiah, Kulkarni, 1980; Тимофеева, 1986).

Реконструкция нервной системы по сериям срезов после серебрения выявила наличие у *Polystomoides* нервных коннективов, напрямую соединяющих вентральные и дорсальные стволы (Rohde, 1975). Две пары дорсовентральных коннективов были обнаружены и на срезах *Nitzschia sturionis* (Иоффе, 1990). Поскольку реконструкция нервной системы по срезам ни на каких других видах моногеней не проводилась, можно предположить, что подобные прямые связи между вентральными и дорсальными стволами характерны для всех *Monogenea*.

Наибольшие различия наблюдаются в иннервации заднего конца тела моногеней, где располагаются основные органы прикрепления, играющие ведущую роль в эволюции группы (Быховский, 1957). Общим для всех моногеней является соединение перед диском вентральных и латеральных стволов с помощью вентральной комиссуры и образование в этих участках значительных ганглиозных утолщений. Это своего рода «задний мозг» моногеней. Дорсальные стволы также связаны с ним через более тонкую дорсальную комиссуру. Вблизи «заднего мозга» локализуется достаточно большое число нервных клеток. Так, у *Gyrodactylus salaris* число аминэргических и пептидэргических нейронов в этой области лишь раза в два меньше количества нервных клеток, связанных с головными ганглиями (Reuter, 1987). У *Diclidophora merlangi* поперечная комиссура, соединяющая вентральные стволы перед первой парой клапанов, также связана с 10 холинэргическими, 10 пептидэргическими и парой серотонинэргических клеток (Maule e. a., 1990a). Подобное клеточное богатство указывает на значение иннервации прикрепительного диска моногеней, являющегося важнейшей чертой их организации.

От «заднего мозга» в диск продолжают мощные дисковые нервы, за счет которых и осуществляется иннервация прикрепительных структур заднего конца тела моногеней. Таким образом, «задний мозг» (последняя преддискковая комиссура) лежит всегда в задней части собственно тела моногеней. Это хорошо видно на примере исследованных личинок, а также у тех форм низших и высших моногеней, у которых прикрепительный диск хорошо обособлен от тела (Venkatanarasaiah, 1981; Слюсарев, 1983; Тимофеева, 1983; Reuter, 1987, и др.). У капсалид дисковые нервы совершают характерный изгиб и вступают в блюдцеобразный диск, где образуют кольцо, соединяясь комиссурами на переднем и заднем концах (рис. 1, а; 3, а). При вступлении в диск имеется еще одна комиссура — центральная, или экваториальная. От этого внутреннего

нервного кольца, образованного дисковыми нервами, отходит несколько пар (4—5) радиальных нервов, иннервирующих периферию диска (Тимофеева, 1983). Интересно, что точно такое же внутреннее нервное кольцо имеется на вторичном прикрепительном диске *Acanthocotyle* с той лишь разницей, что число радиальных нервов тут значительно больше и совпадает с числом радиальных рядов склеритов вторичного диска (рис. 3, б) (Иоффе, Котикова, 1988).

По краю диска *Nitzschia sturionis* в толще мышечного ободка проходит еще одно тонкое периферическое нервное кольцо, связывающее конечные участки радиальных нервов и их ветвей (рис. 3, а) (Тимофеева, 1983). Подобное периферическое серотонинэргическое нервное кольцо выявлено у *Gyrodactylus salaris*, прикрепительный диск которого, как и у *N. sturionis*, действует как присоска, чему способствуют 8 пар краевых крючьев, вонзающихся в ткань хозяина и плотно прижимающих при этом край диска (Reuter, 1987). Согласованное действие крючьев при этом очень важно. В то же время на вторичном диске *Acanthocotyle* нет никаких намеков на существование подобного периферического кольца, и хотя многочисленные радиальные нервы ветвятся на концах, соединений между ними нет (рис. 3, б) (Иоффе, Котикова, 1988). В этом случае отсутствие периферического нервного кольца хорошо согласуется с характером прикрепления вторичного диска акантокотилид к субстрату при помощи многочисленных радиально расположенных склеритов.

У мелких низших моногеней отрядов Dactylogyroidea и Tetraonchoidea дисковые нервы не образуют никаких кольцевых структур. Ганглиозные утолщения дисковых нервов в центральной части диска связаны между собой комиссурой, соответствующей, по нашему мнению, центральной комиссуре диска *Nitzschia* (Тимофеева, 1983). Положение ганглиозных утолщений в диске этих низших моногеней достаточно постоянно и не связано с числом и расположением срединных крючьев. К сожалению, проследить продолжение дисковых нервов и отхождение от них радиальных нервов у этих мелких моногеней очень трудно. Если у *Tetraonchus* еще можно выделить 4 радиальные ветви, самые медиальные из которых можно гомологизировать с *PHI Nitzschia*, то у *Dactylogyrus*, кроме пары коротких нервов, отходящих от ганглиев, никакие другие нервные элементы не выявляются (рис. 3, г) (Тимофеева, Котикова, 1993). Отсутствие кольцевых нервных структур у этих мелких форм вполне объяснимо характером их прикрепления к тканям хозяина (преимущественно жабрам) за счет срединных и краевых крючьев, располагающихся на разных участках вентральной и дорсальной поверхности заднего конца тела этих моногеней. В связи с этим вся задняя часть тела червей приобретает нередко причудливую форму, совершенно не похожую на личиночный округлый диск.

У высших моногеней кольцевидные нервные структуры на заднем конце тела выражены далеко не у всех форм. Хорошо заметно центральное кольцо у полистоматид *Mazocraes*, *Diclybothrium*, *Cyclobothrium*, особенно его передняя часть (Venkatanarasaiah, Kulkarni, 1980; Слюсарев, 1983; Тимофеева, 1986; McKay e. a., 1991). Радиальные нервы (*PHI*), занимающие наиболее медиальное положение, всегда проходят в непосредственной близости от срединных и пары краевых крючьев, лежащих в этой области, а остальные осуществляют иннервацию присосок и клапанов, образуя в основании этих структур хорошо выраженные ганглиозные утолщения (рис. 3, в, д). Крупные клапанные ганглии *Diclidophora merlangi* сравнимы по своей структуре с церебральными ганглиями: они состоят из центрального нейропиля, окруженного 20 холинэргическими и 7 пептидэргическими клетками (Maule e. a., 1990a). Каждый клапанный нерв в основании клапана делится на 2 ветви, дающие начало хорошо выраженному нервному плексусу как с внешней, так и с внутренней стороны обеих створок (рис. 3, ж). Подобные же подковообразные ганглии лежат и под присосками полистоматид (McKay e. a., 1991). У других видов высших моногеней распределение радиальных нервов в области заднего конца тела

может сильно варьировать в связи с изменением характера прикрепительного аппарата (многоклапанность, неравномерное развитие отдельных пар клапанов, образование дополнительных выростов и т. д.). Но все это вторичные изменения. Еще раз подчеркнем, что иннервация прикрепительного диска личинок поразительно схожа как у высших, так и у низших моногеней (рис. 1, а—в) (Venkatanarasaiah, 1981; Тимофеева, 1983).

Несколько слов надо сказать о периферической нервной системе моногеней. Помимо поверхностного нервного плексуса, особенно хорошо развитого в местах расположения прикрепительных структур переднего и заднего концов тела, чувствительных сенсилл, ротового и половых отверстий, имеются такого же рода внутренние нервные плексы в стенках пищеварительного тракта и протоках половой системы. Своя система нервных волокон и нейронов имеется в глотке (Rohde, 1975; Тимофеева, 1983; Maule e. a., 1990a). Кишечные стволы *Polystomoides* иннервируются внутренними дорсальным и вентральным нервами (Rohde, 1975). Серотонинэргические, холинэргические и пептидэргические волокна и клетки иннервируют стенки половых протоков *Diclidophora merlangi* (Maule e. a., 1990b). Фибриллы, выявляемые серебрением, окружают семяпровод, оотип, матку, желточно-вагинальные потоки и генитоинтестинальный канал *Polystomoides* (Rohde, 1975).

В заключение мы хотим выделить основные черты организации нервной системы Monogenea.

1. Для моногеней характерна ортогональная нервная система с 3 парами продольных стволов. В пределах класса встречаются 3 типа ортогон: регулярный редкий (простой эуртогон), регулярный частый (поликомиссуральный эуртогон) и близкий к ячеистому ортогон (планортогон) у форм с крупным листовидным телом (Иоффе, 1990; Котикова, 1991). Исходным, несомненно, является ортогон с относительно небольшим числом комиссуральных связей, характерный для личинок и ювенильных форм и, вероятно, имевшийся у мелких неспециализированных промоногеней.

2. У всех исследованных высших и низших моногеней имеется хорошо выраженное фронтальное полукольцо, образованное передними ветвями латеральных стволов. Это, несомненно, гомологичное образование в пределах класса. Сходные структуры в других группах плоских червей появляются крайне редко, например, у прямокишечной турбеллярии *Thalassovortex tyrrenicus* с сильно расширенным передним концом тела (Иоффе, Котикова, 1989). У *Temnocephala semperi* перед мозгом лежат 2 полукольца, дорсальное и вентральное, иннервирующие щупальцы (Иоффе, 1981).

3. У моногеней происходит формирование «заднего мозга», ведающего иннервацией прикрепительного диска. Он формируется на основе последней преддискковой комиссуры и всех трех пар продольных стволов, но значительно усилен волокнами многочисленных нервных клеток, лежащих поблизости, и по своему строению сходен с головным мозгом.

4. Для моногеней характерно значительное число нервных клеток. Так, у *Diclidophora* обнаружено около сотни холинэргических, пептидэргических и аминэргических нейронов, наибольшее их число связано с мозговыми ганглиями, «задним мозгом» и клапанными ганглиями; отдельные клетки располагаются вблизи продольных стволов, некоторых комиссур, в стенках глотки и оотипа (Maule e. a., 1990a, 1990b). В этом отношении моногеней близки свободноживущим турбелляриям и отличаются от трематод и цестод, у которых нервных клеток значительно меньше (Reuter e. a., 1988; Shishov, 1991).

Исходя из вышеизложенных положений мы хотим с этих позиций рассмотреть нервную систему *Udonella* (Пуговкин и др., 1977). В свое время один из авторов принимал участие в этой работе, но тогда работ по нервной системе моногеней было немного, поэтому хорошего сравнительного анализа нервной системы обеих групп не было проведено. Сейчас мы хотим обратить внимание на

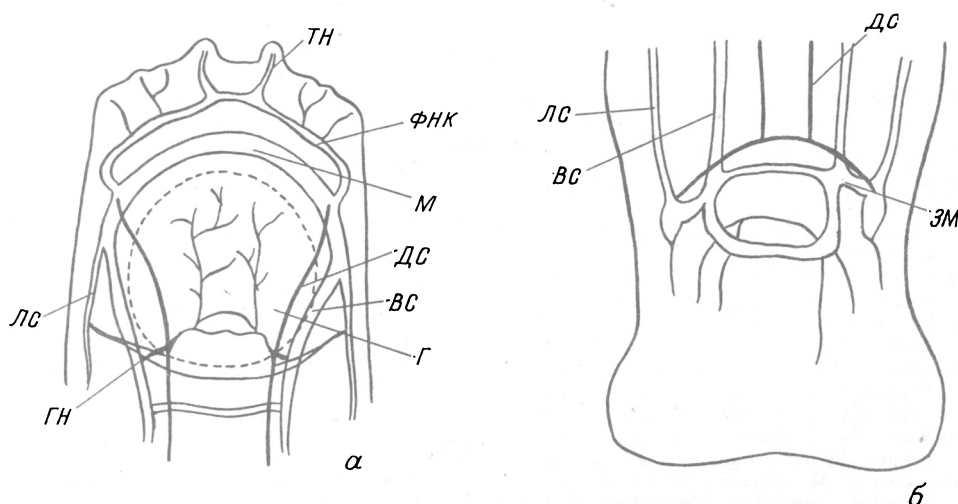


Рис. 4. Нервная система *Udonella murmanica** (по: Пуговкин и др., 1977).

а — передний конец; б — задний конец.

Обозначения такие же, как на рис. 1—3.

Fig. 4. Nervous system of *Udonella murmanica** (After: Пуговкин и др., 1977).

два момента. Во-первых, как и моногеней, так и удонеллиды имеют «задний мозг», располагающийся перед прикрепительным диском на заднем конце собственно тела (рис. 4, б). У *Udonella* с ним связано более десятка холинэргических клеток и от него отходят три пары тонких нервов, которые истончаются и теряются, не дойдя до блюдцеобразного железистого диска. Такой тип иннервации заднего прикрепительного органа, возможно, связан с характером прикрепления удонеллид к телу копепоид с помощью только клейкого секрета.

Во-вторых, предмозговая комиссура *Udonella* скорее всего гомологична фронтальному полукольцу моногеней (рис. 4, а). Она также образована передними ветвями латеральных стволов и располагается параллельно мозговой дуге. От предмозговой комиссуры осуществляется иннервация железистых передних органов и пары чувствительных медиальных папилл. В отличие от моногеней у *Udonella* нет передних нервов, связывающих головной мозг и предмозговую комиссуру. Но это обстоятельство, возможно, объясняется тем, что расстояние между мозгом и предмозговой комиссурой очень невелико. Кроме того, сам головной мозг удонеллид располагается очень близко от переднего конца тела. Последнее, по-видимому, обусловлено способом питания удонеллид, глотка которых при питании выдвигается наружу из терминального ротового отверстия, в связи с чем она располагается в непосредственной близости от переднего конца тела, а мозговые ганглии занимают свое нормальное положение перед глоткой.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 93-04-21226).

* В работе как *Udonella caligorum*.

Список литературы

- Быховский Б. Е. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. 509 с.
- Иоффе Б. И. Строение темноцефалид и морфологические изменения при переходе к паразитизму у плоских червей // Паразитология. 1981. Т. 15, вып. 3. С. 209—218.
- Иоффе Б. И. Морфологические закономерности эволюции нервной системы плоских червей: анатомические варианты ортогона и их связь с формой тела // Паразитические и свободн-ноживущие плоские черви. Фаунистика и морфология (Тр. ЗИН АН СССР. 1990. Т. 221. С. 87—125).
- Иоффе Б. И., Котикова Е. А. Нервная система *Acanthocotyle verrilli* (Monogenea, Acanthocotylidae) // Исследования моногеней. (Тр. ЗИН АН СССР. 1988. Т. 177. С. 107—116).
- Иоффе Б. И., Котикова Е. А. Строение нервной системы *Dalyellioida* (Turbellaria, Neorhabdocoela) // Зоол. журн. 1989. Т. 67, вып. 2. С. 65—77.
- Котикова Е. А. Особенности строения нервной системы диплозоонид (Monogenea, Diplozoonidae) // Исследования по морфологии и фаунистике паразитических червей. (Тр. ЗИН АН СССР. 1983. Т. 121. С. 12—17).
- Котикова Е. А. Ортогон плоских червей и основные пути его эволюции // Морфологические основы филогенетики плоских червей (Тр. ЗИН АН СССР. 1991. Т. 241. С. 88—111).
- Пуговкин А. П., Миничев Ю. С., Тимофеева Т. А. Нервная система *Udonella caligorum* Johnston (Turbellaria, Udonellida) // Паразитология. 1977. Т. 11, вып. 1. С. 3—8.
- Слюсарев Г. С. Строение нервной системы *Diclybothrium armatum* Leuckart (Monogenea, Diclybothriidae) // Исследования по морфологии и фаунистике паразитических червей (Тр. ЗИН АН СССР. 1983. Т. 121. С. 18—21).
- Тимофеева Т. А. Нервная система *Nitzschia sturionis* (Abildgaard) (Monogenea, Capsalidae) // Исследования по морфологии и фаунистике паразитических червей. (Тр. ЗИН АН СССР, 1983. Т. 121. С. 5—11).
- Тимофеева Т. А. Нервная система *Discocotyle sagittata* и *Axine belones* (Monogenea, Mazocraeidae) // Морфология, систематика и фаунистика паразитических животных. (Тр. ЗИН АН СССР. 1986. Т. 155. С. 41—49).
- Тимофеева Т. А., Котикова Е. А. Нервная система низших моногеней, представителей отрядов Tetraonchoidea и Dactylogyroidea // Паразитология. 1993. Т. 27, вып. 2. С. 118—126.
- (Шишов Б. А.) Schishov B. A. Aminergic elements in the nervous system of helminthes // Studies in Neuroscience. 1991. Vol. 13. P. 113—137.
- Andre J. Zur Morphologie des Nervensystems von *Polystomum integerrimum* Froel. // Z. Wiss. Zool. 1910. Bd 95, H. 2. S. 191—203.
- Buchmann K., Prento P. Cholinergic and aminergic elements in the nervous system of *Pseudodactylogyrus bini* (Monogenea) // Diseases of aquatic organisms. 1989. Vol. 6. P. 89—92.
- Cerfontaine P. Le genre *Merizocotyle* // Arch. Biol. 1898. Vol. 15. P. 329—366.
- Goto S. Studies on the Ectoparasitic Trematodes of Japan // J. Coll. Sci. Tokyo. 1894. Vol. 8. 1—273 p.
- Halton D. W., Jennings J. B. Demonstration of the nervous system in the monogenetic trematode *Diplozoon paradoxum* Nordmann by the indoxylacetate method for esterases // Nature. 1964. Vol. 207, N 4931. P. 510—511.
- Halton D. W., Morris G. P. Occurrence of cholinesterase and ciliated sensory structure in fish gill-fluke *Diclidophora merlangi* (Trematoda: Monogenea) // Z. Parasitenk. 1969. Bd 33. S. 21—30.
- Halton D. W., Maule A. G., Johnston C. F., Fairweather I. Occurrence of 5-hydroxytryptamine (serotonin) in the nervous system of a monogenean, *Diclidophora merlangi* // Parasitol. Res. 1987. Vol. 74, N 2. P. 151—154.
- Lang A. Untersuchungen zur vergleichende Anatomie und Histologie des Nervensystems der Plathelminthen. II. Über das Nervensystem der Trematoden // Mitt. Zool. Stad. Neapel. 1880. Bd 2, H. 1. S. 28—52.
- Maule A. G., Halton D. W., Johnston C. F., Shaw C., Fairweather I. The serotonergic, cholinergic and peptidergic components of the nervous system in the monogenean parasite, *Diclidophora merlangi*: a cytochemical study // Parasitology. 1990a. Vol. 100, N 2. P. 255—273.
- Maule A. G., Halton D. W., Johnston C. F., Shaw C., Fairweather I. A cytochemical study of the serotonergic, cholinergic and peptidergic components of the reproductive system in the monogenean parasite, *Diclidophora merlangi* // Parasitol. Res. 1990b. Vol. 76, N 3—4. P. 406—419.
- McKay D. M., Halton D. W., Maule A. G., Johnston C. F., Shaw C., Fairweather I. Putative neurotransmitter in two monogeneans // Helminthologia. 1991. Vol. 28, N 23. P. 75—81.
- Rahemo Z. I. F., Gorgees N. S. Studies on the nervous system of *Polystoma integerrimum* as revealed by acetylthiocholine activity // Parasitol. Res. 1987. Vol. 73, N 3. P. 234—239.
- Reuter M. Immunocytochemical demonstration of serotonin and neuropeptides in the nervous system of *Gyrodactylus salaris* (Monogenea) // Acta Zoologica (Stockh.). 1987. Vol. 68, N 3. P. 187—193.

- Reuter M., Lehtonen M., Wikgren M. Immunocytochemical evidence of neuroactive substances in flatworms of different taxa — a comparison // *Acta Zoologica (Stockh.)*. 1988. Vol. 69, N 1. P. 29—87.
- Rohde K. Fine structure of the Monogenea, especially *Polystomoides* Ward // *Advances in Parasitology*. 1975. Vol. 13. P. 1—33.
- Shaw M. K. The ultrastructure of the clamp wall of the monogenean gill parasite *Gastrocotyle trachuri* // *Z. Parasitenk.* 1979. Bd 58, N 2. S. 243—258.
- Tinsley R. C., Owen R. Studies on the biology of *Protopolystoma xenopodis* (Monogenoidea): the oncomiracidium and life-cycle // *Parasitology*. 1975. Vol. 71, N 3. P. 445—464.
- Trickotter K. Histofluorescent and ultrastructural identification of aminergic processes in the opisthaptor of the marine monogenean *Microcotyle sebastis* (Polyopisthocotylea: Microcotylinae) // *Proc. Helminthol. Soc. Wash.* 1988. Vol. 55, N 2. P. 229—245.
- Venkatanarasaiah J. Detection of cholinesterase in the nervous system of the oncomiracidium of a monogenean *Pricea multae* Chauchan, 1945 // *Parasitology*. 1981. Vol 82, N 2. P. 241—244.
- Venkatanarasaiah J., Kulkarni T. Studies on the occurrence of cholinesterase and nervous system of monogenetic trematodes (Polyopisthocotylea) // *Proc. Indian Acad. Parasitol.* 1980. Vol. 1, N 1. P. 1—7.
- Williams H. H. The anatomy of the trematode *Dictyocotyle coeliaca* Nybelin, 1941 with a discussion of its relationships with species of the genus *Calicotyle* Diesing, 1850 // *Ann. Mag. Nat. Hist. Ser.* 1958. Vol. 13, N 1. P. 465—478.
- Wright R. R., Mac Callum A. B. *Sphyrnanura osleri*: a contribution to American helminthology // *J. Morphol.* 1887. Vol. 1, N 1. P. 1—48.

ЗИН РАН, Санкт-Петербург, 199034

Поступила 20.09.1994

TOPOGRAPHICAL PECULIARITIES OF MONOGENEAN NERVOUS SYSTEMS

T. A. Timofeeva, E. A. Kotikova

Key words: nervous system, Monogenea.

SUMMARY

Topographic anatomy of the nervous system of the Monogenea is analysed. The discussion on the structure of the nervous system is based on the functional and anatomical peculiarities of the worms belonging to different monogenean taxa. Monogeneans have 3 variants of the orthogonal nervous system. The euorthogon with 3 pairs of trunks and several commissures is considered as the most primitive and typical for the monogenean ancestors (protomonogeneans). Two main distinguishing features characterize the monogenean nervous system: «the back brain» and the frontal hemiring. «The back brain» is formed at the base of the last body commissure and all trunks. It is also reinforced by the numerous fibrils of the surrounded nervous cells. The frontal hemiring is formed by the anterior branches of the lateral trunks and innervated the head end of monogeneans. Unlike to trematodes and cestodes monogeneans have numerous nervous cells; their number is comparable to ones of the free-life turbellarians. The nervous system of *Udonella* is discussed in regards to the monogenean nervous system.